ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 50, 6, 2016

УДК 639.371.1.09

ПАРАЗИТОФАУНА ГОЛЬЦОВ (*SALVELINUS*) ОЗЕРА КРОНОЦКОЕ, КАМЧАТКА

© О. Ю. Бусарова,[1] Р. Кнудсен,[2] Г. Н. Маркевич[3]

[1] Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный
университет, кафедра экологии и природопользования
ул. Луговая, 52б, Владивосток, 690087
E-mail: olesyabusarova@mail.ru
[2] Университет Тромсе, департамент арктической и морской биологии
N-9022, Krokelvdalen, Glimmerveien, 25 Tromse, Norway
[3] Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник
ул. Рябикова, 48, Елизово, 684000
Поступила 15.04.2016

Приводятся новые данные о паразитофауне симпатричных форм гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson, 1836 оз. Кроноцкое. Впервые описана паразитофауна глубоководных большеротого и малоротого гольцов. Дополнены сведения о паразитах белого, длинноголового и носатого гольцов. Всего у гольцов обнаружено 29 видов паразитов, относящихся к 9 классам: Oligohymenophorea, Myxosporea, Monogenea, Trematoda, Cestoda, Nematoda, Acantocephala, Crustacea и Hirudinea. Длинноголовый голец наиболее сильно заражен *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (ИО = 306.0) и *Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984 (ИО = 230.0); белый голец — трематодами рода *Crepidostomum* Braun, 1900 (ИО = 242.2) и *P. longicollis* (ИО = = 183.4); носатый голец, питающийся гаммарусами, — *Crepidostomum* spp. (ИО = = 3461.3), *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781) (ИО = 179.9) и *Cystidicola farionis* Fisher, 1798 (ИО = 169.0); носатый голец, питающийся хирономидами, — *Diplostomum* sp. (ИО = 62.3) и *Phyllodistomum umblae* (Fabricius, 1780) (ИО = 27.3). Большеротый голец характеризуется инвазией *P. longicollis* (ИО = 17.0) и *Eubothrium salvelini* Schrank, 1790 (ИО = 11.0); малоротый голец — *P. longicollis* (ИО = 67.0) и *Diplostomum* sp. (ИО = 64.2). Комплекс гольцов оз. Кроноцкое наиболее разнообразный в Евразии, он представлен 6 экологическими формами, каждая из которых имеет специфическую экологию и занимает собственную топическую и трофическую нишу.

Ключевые слова: гольцы, *Salvelinus*, паразитофауна, экология рыб, питание рыб.

В оз. Кроноцкое (Камчатка) сформировался сложный комплекс форм гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson, 1836, который на сегодняшний день насчитывает 5 морфологических форм: белый, длинноголовый, носатый, малоротый и большеротый гольцы (Викторовский, 1987; Павлов и др., 2013; Маркевич и др., 2014; Салтыкова и др., 2015; Салтыкова, 2016). Эти формы рыб хорошо различаются по морфологии, питанию, местам обитания и нереста (Буторина и др., 2008; Markevich et al., 2015).

Одним из наиболее информативных способов оценки трофических взаимоотношений рыб при совместном обитании является изучение особенностей их паразитофауны (Коновалов, 1971; Frandsen et al., 1989; Knudsen et al., 1996, 2004; Буторина и др., 2011). Сведения о паразитофауне и экологии трех форм гольцов (белый, длинноголовый и носатый) оз. Кроноцкое были приведены ранее (Буторина и др., 2008). Также в этой работе проанализирован весь имеющийся материал о паразитах перечисленных выше форм гольцов, приводимый другими авторами (Атрашкевич и др., 2005; Шедько, 2005). Имеется также информация о биологии некоторых видов паразитов оз. Кроноцкое (Utevsky et al., 2013; Соколов, Гордеев, 2014; Sokolov, Gordeev, 2014). К настоящему времени в этом водоеме обнаружены еще 2 глубоководные формы гольцов — большеротый и малоротый (Маркевич и др., 2014; Салтыкова и др., 2015; Салтыкова, 2016), фауна паразитов которых до настоящего времени не изучена. В связи с этим целью нашей работы было проведение эколого-фаунистического анализа паразитофауны гольцов оз. Кроноцкое и выявление их экологических особенностей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Оз. Кроноцкое является самым крупным пресноводным водоемом п-ова Камчатка, оно расположено на его восточном побережье, на территории Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. Абсолютная отметка уреза озера составляет 372 м (Агарков и др., 1975). Площадь водосбора озера — 2300 км^2, длина — 29 км, ширина — 18 км, объем озера — 12.4 км^3, площадь зеркала — 246 км^2, максимальная глубина — 136 м, средняя — 58 м (Аракельянц, Ткаченко, 2012). В озеро впадает множество ручьев и рек, наиболее крупными из которых являются реки Унана, Лиственничная и Узон. Из озера вытекает р. Кроноцкая, верхнее течение которой изобилует порогами и водопадами, не проходимыми для анадромных рыб. Ихтиофауна озера представлена двумя формами жилой нерки-кокани *Oncorhynchus nerka* Walbaum, 1792 и комплексом форм гольцов рода *Salvelinus* (Викторовский, 1978; Маркевич и др., 2014).

Сбор материала проводили в июне—августе 2013 г. Отлов рыб осуществляли жаберными сетями (шаг ячеи 20, 25, 30, 35 и 45 мм) по всей акватории озера. У каждой рыбы измеряли длину тела по Смитту (*FL*, мм) и массу тела (*Q*, г) (табл. 1). На зараженность паразитами рыб обследовали методом полного паразитологического вскрытия по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985). Видовую принадлежность паразитов устанавливали по «Определителю паразитов пресноводных рыб СССР» (1984, 1985, 1987). В качестве показателей зараженности использовали: экстенсивность инвазии (ЭИ) — долю зараженных рыб в исследуемой выборке, %; d — доверительный интервал встречаемости (Ройтман, Лобанов, 1985) и индекс обилия паразитов (ИО) — среднее число паразитов, приходящееся на одну исследованную рыбу в выборке. Математическую обработку данных проводили с помощью программы Excel.

Таблица 1

Количество и биологические характеристики исследованных рыб

Table 1. Number and biological characteristic of charrs, which studied

Количество обследованных рыб	Длинноголовый голец	Белый голец	Носатый голец (A)	Носатый голец (G)	Большеротый голец	Малоротый голец
На наличие гельминтов, пиявок и ракообразных, экз.	26	44	100	100	35	30
На наличие миксоспоридий в мозге, желчном и мочевом пузырях, экз.	14	12	13	19	21	12
На наличие *Gyrodactylus birmani* на плавниках, экз.	0	1	10	0	11	0
На наличие *Salmonchus alaskensis*, *Gyrodactylus birmani* и инфузорий на жабрах, экз.	0	4	10	0	21	10
Средняя длина рыб ± ошибка (пределы варьирования), *FL*, мм	410 ± 28.0 (180—628)	298 ± 16.5 (173—590)	279 ± 3.6 (182—366)	328 ± 5.1 (171—450)	252 ± 7.0 (189—333)	186 ± 3.2 (135—207)
Средняя масса рыб ± ошибка (пределы варьирования), *Q*, г	915 ± 72.5 (280—2060)	350 ± 54.1 (63—1580)	205 ± 6.8 (45—420)	344 ± 12.5 (32—680)	150 ± 7.9 (67—270)	66 ± 4.4 (23—161)

РЕЗУЛЬТАТЫ

У гольцов оз. Кроноцкое нами обнаружено 29 видов паразитов, относящихся к 9 классам: Oligohymenophorea, Myxosporea, Monogenea, Trematoda, Cestoda, Nematoda, Acantocephala, Crustacea и Hirudinea (табл. 2). Все виды паразитов являются пресноводными, широко распространенными на Камчатке (Коновалов, 1971; Пугачев, 1984а; Соколов, 2005; Буторина и др., 2011; Бусарова, Есин, 2015) и встречаются у рыб бассейна оз. Кроноцкое (Атрашкевич и др., 2005; Буторина и др., 2008; Бусарова и др., 2015а—в, 2016). Морские виды нами не обнаружены.

Паразитические инфузории родов *Trichodina* Ehrenberg, 1830 и *Apiosoma* Blanchard, 1885 единично отмечены на жаберных лепестках у малоротого и большеротого гольцов.

Миксоспоридии представлены у гольцов оз. Кроноцкое следующими видами: *Myxidium salvelini* Konovalov et Schulman, 1966, *Zschokkella orientalis* Konovalov et Schulman, 1966, *Henneguya zschokkei* (Gurley, 1894), *Chloromyxum wardi* Kudo, 1919 и *Myxobolus arcticus* Pugatschev et Khokhlov, 1979. В желчном пузыре, наряду с *C. wardi*, возможны находки и *C. coregoni* Bauer, 1948, а в ткани продолговатого мозга, наряду с *M. arcticus* — *M. neurobius* Schuberg et Schroder, 1905, так как эти виды широко распространены у рыб Камчатки, в том числе и у гольцов (Коновалов, 1971; Буторина и др., 2008, 2011). Жизненный цикл миксоспоридий протекает при участии дефинитивных хозяев — кольчатых червей (и, возможно, других групп беспозвоночных) и промежуточных хозяев — рыб (реже других позвоночных) (Kent et al., 1993; Urawa et al., 1995; Uspenskaya, 1995; Okamura et al., 2015). В теле кольчатых червей реализуется фаза полового размножения миксоспоридий, оканчивающаяся образованием актиноспор, которые, покинув беспозвоночное, попадают в воду и проникают в рыб через покровы и далее кровотоком разносятся к месту локализации, где осуществляется их бесполое размножение (Okamura et al., 2015).

На жабрах гольцов единично встречались моногенеи *Salmonchus alaskensis* (Price, 1937), а на плавниках и жабрах — *Gyrodactylus birmani* Konovalov, 1967.

Цестоды в наших сборах представлены 5-ю видами: *Eubothrium salvelini* (Schrank, 1790), *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781), *Diphyllobothrium dendriticum* (Nitzsch, 1824), *D. ditremum* (Greplin, 1825) и *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800).

Eubothrium salvelini — паразит лососевых рыб (Пугачев, 2002), специфичный для рода *Salvelinus* (Kennedy, 1978). Промежуточные хозяева — циклопы (Vik, 1963), возможно присутствие резервуарных хозяев (Пугачев, 2002). В кишечнике рыб паразит живет в течение двух лет (Smith, 1973), оказывает на рыб патогенное влияние и может приводить к их гибели (Boyce, 1979).

Основные дефинитивные хозяева *C. truncatus* — преимущественно лососевые рыбы (Пронина, Пронин, 1988; Пугачев, 2002), промежуточные хозяева — гаммарусы (Vik, 1958; Awachie, 1966; Knudsen et al., 2004). В кишечнике рыб гельминт живет от 20 до 55 дней (Vik, 1958), при высокой численности закупоривает просвет пилорических придатков (Awachie, 1966; Пронина, Пронин, 1988) и может вызывать гибель рыб (Vik, 1958).

Окончательные хозяева *D. dendriticum* и *D. ditremum* — рыбоядные птицы и млекопитающие (Делямуре и др., 1985), промежуточные хозяева — прежде всего диаптомусы и в меньшей степени циклопы (Bonsdorff, Bylund, 1982, цит. по: Делямуре и др., 1985), вторые промежуточные и резервуарные хозяева — преимущественно лососевые, хариусовые и сиговые рыбы (Сердюков, 1979; Пронина, Пронин, 1988). Дифиллоботрииды живут в рыбах в течение нескольких лет, при этом аккумулируются (Knudsen, Klemetsen, 1994) и оказывают патогенное воздействие на рыб вплоть до элиминации (Пронина, Пронин, 1988).

Дефинитивные хозяева *P. longicollis* — различные виды рыб, промежуточные хозяева — веслоногие ракообразные (циклопы и диаптомусы), возможно участие хищных рыб в качестве резервуарных хозяев (Willemse, 1969; Аникиева и др., 1983; Moravec, 2001). Продолжительность жизненного цикла *P. longicollis* — менее одного года (Аникиева и др., 1983). Паразит не оказывает патогенного влияния на рыб даже при высоких показателях инвазии (Willemse, 1969).

Трематоды в наших сборах представлены 6-ю видами: *Crepidostomum farionis* (Müller, 1874), *C. metoecus* (Braun, 1900), *Phyllodistomum umblae* (Fabricius, 1780), *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) и 2 вида рода *Diplostomum* Nordmann, 1832.

Окончательные хозяева трематод рода *Crepidostomum* Braun, 1900 — лососевые (реже другие) рыбы (Пугачев, 2003). Первые промежуточные хозяева *C. farionis* — двустворчатые моллюски рода *Pisidium* (Awachie, 1968), на Камчатке это *Sphaeriidae* и *Euglesiidae* (Прозорова, Шедько, 2003), вторые промежуточные хозяева — личинки поденок (Brown, 1927; Crawford, 1943). Первые промежуточные хозяева *C. metoecus* — брюхоногие моллюски рода *Lymnaea* (Awachie, 1968), вторые — гаммарусы (Awachie, 1968; Соколов, Гордеев, 2014). *Crepidostomum* spp. имеют одногодичный жизненный цикл (Awachie, 1968).

Дефинитивными хозяевами *P. umblae* являются лососевые рыбы (Пугачев, 2003), промежуточными — моллюски *Sphaeriidae* и *Euglesiidae* (Буторина, Синебокова, 1987; Орловская, Атрашкевич, 1989; Прозорова, Шедько, 2003). На Камчатке рыбы приобретают этого гельминта при питании шаровками (Прозорова, Шедько, 2003).

Окончательные хозяева *I. erraticus* — рыбоядные птицы (Пугачев, 2003), первые промежуточные хозяева — моллюски-затворки родов *Valvata* (Орловская, Атрашкевич, 1989) и *Cincinna* (Буторина, Синебокова, 1987; Прозорова, Шедько, 2003), вторые промежуточные хозяева — рыбы (Судариков и др., 2002).

В хрусталиках и внутренней среде глаз гольцов локализовались не определенные до вида метацеркарии рода *Diplostomum*. У гольцов Камчатки в хрусталиках глаз могут паразитировать 5 видов диплостомид (*D. commutatum* (Diesing, 1850) Dubois, 1937 (sin.: *D. rutili* Razmashkin, 1969), *D. chromatophorum* (Brown, 1931) Shigin, 1986, *D. mergi* Dubois, 1932, *D. spathaceum* (Rudolphi, 1819) Braun, 1893 и *D. helveticum* (Dubois, 1929) Shigin, 1977), а во внутренней среде глаз — два вида (*D. gasterostei* Williams, 1966 и *D. pungiti* (Shigin, 1965) Shigin, 1996) (Шедько, 2001). Первые промежуточные хозяева диплостомид — моллюски рода *Lymnaea* (Шедько, 2001; Прозорова, Шедько, 2003), вторые промежуточные хо-

Таблица 2

Паразиты гольцов *Salvelinus malma* оз. Кроноцкое (Камчатка)

Table 2. The parasites of charrs *Salvelinus malma* Walb. of the Lake Kronotskoe (Kamchatka)

Вид паразита	Длинноголовый голец		Белый голец		Носатый голец (A)		Носатый голец (G)		Большеротый голец		Малоротый голец	
	ЭИ d	ИО	ЭИ d	ИО	ЭИ d	ИО	ЭИ d	ИО	ЭИ d	ИО	ЭИ d	ИО
Apiosoma sp.	—		4/0		0.0 0.0—25.9		—		0.0 0.0—13.3		4/2	
Trichodina sp.	—		4/0		0.0 0.0—25.9		—		14.3 2.8—32.4		4/1	
Chloromyxum wardi	0.0 0.0—19.3		8.3 0.0—30.2		7.7 0.0—28.1		5.3 0.0—19.8		52.4 31.0—73.3		25.0 5.4—52.7	
Henneguya zschokkei	21.4 4.5—46.3		33.3 10.3—61.8		38.5 14.6—65.8		63.2 40.4—83.2		23.8 8.3—44.3		50.0 22.7—77.3	
Myxidium salvelini	14.3 1.4—37.1		0.0 0.0—22.1		23.1 4.9—49.3		10.5 1.0—28.2		66.7 45.2—85.0		33.3 10.3—61.8	
Myxobolus arcticus	57.1 30.9—81.4		58.3 30.1—83.9		84.6 60.4—98.4		47.4 25.5—69.8		76.2 55.7—91.7		83.3 57.6—98.3	
Zschokkella orientalis	0.0 0.0—19.3		0.0 0.0—22.1		30.1 8.5—54.6		15.8 3.2—35.5		38.1 18.7—59.7		0.0 0.0—22.1	
Gyrodactylus birmani	—		4/0	0.0	70.0 39.0—93.2	1.3	—		45.5 18.0—74.5	0.7	—	
Salmonchus alaskensis	—		4/0	0.0	10.0 0.0—35.5		—		4.8 0.0—18.0		4/0	0.0
Crepidostomum farionis + *C. metoecus*	84.6 68.2—95.8	15.1	90.9 80.5—97.6	242.2	80.0 71.7—87.3	12.5	100.0 97.0—100.0	3461.3	25.7 12.6—41.6	0.5	36.7 20.3—54.8	2.2
Diplostomum sp. 1 (внутренняя среда глаза)	96.2 85.3—100.0	27.4	86.4 74.5—94.9	27.2	98.0 94.3—99.8	62.3	98.0 94.3—99.8	43.5	80.0 65.0—91.6	7.2	100.0 90.5—100.0	64.2
Diplostomum sp. 2 (хрусталик глаза)	0.0 0.0—19.3	0.0	2.3 0.0—8.9	0.02	6.0 2.2—11.6	0.06	8.0 3.4—14.2	0.2	0.0 0.0—8.2	0.0	0.0 0.0—9.5	0.0

Ichthyocotylurus erraticus	19.2 6.5—36.6	0.2	—		12.0 6.3—19.2	0.3	27.0 18.6—36.3	0.5	0.0 0.0—8.2	0.0	0.0 0.0—9.5	0.0
Phyllodistomum umblae	46.2 27.4—65.5	3.2	50.0 35.2—64.8	7.7	90.0 83.2—95.2	27.3	31.0 22.2—40.6	1.9	5.7 0.5—15.9	0.5	10.0 1.9—23.3	0.7
Eubothrium salvelini	92.3 78.9—99.3	216.0	59.1 44.1—73.3	14.2	81.0 72.6—88.2	2.5	11.0 5.6—18.0	0.4	97.1 88.9—100.0	11.0	56.7 38.5—73.9	1.1
Diphyllobothrium dendriticum + D. ditremum	88.5 73.3—97.8	91.7	15.9 6.6—28.3	8.1	3.0 0.5—7.3	0.03	5.0 1.4—9.3	0.2	0.0 0.0—8.2	0.0	0.0 0.0—9.5	0.0
Proteocephalus longicollis	84.6 68.2—95.8	306.0	68.2 53.5—81.2	183.4	63.0 53.1—72.3	3.5	2.0 0.02—5.7	0.02	94.3 84.1—99.5	17.0	96.7 87.2—100.0	67.0
Cyathocephalus truncatus	7.7 0.7—21.1	0.1	27.3 15.1—41.5	36.5	17.0 10.2—25.1	0.4	100.0 97.0—100.0	179.9	0.0 0.0—8.2	0.0	0.0 0.0—9.5	0.0
Cystidicola farionis	30.8 14.6—49.9	3.7	36.4 22.7—51.3	10.1	10.0 4.8—16.8	0.2	100.0 97.0—100.0	169.0	8.6 1.6—20.2	0.1	20.0 7.7—36.3	0.2
Cucullanus truttae	26.9 11.7—45.6	0.9	52.3 37.3—67.0	4.6	50.0 40.1—59.9	1.3	11.0 5.6—18.0	0.2	5.7 0.5—15.9	0.1	6.7 0.6—18.4	0.2
Salmonema ephemeridarum	26.9 11.7—45.6	2.9	29.6 16.9—44.0	1.8	12.0 6.3—19.2	0.2	11.0 5.6—18.0	0.2	0.0 0.0—8.2	0.0	0.0 0.0—9.5	0.0
Philonema oncorhynchi	84.6 68.2—95.8	52.7	45.5 30.9—60.4	6.5	76.0 67.0—84.0	2.9	62.0 52.1—71.4	1.9	97.1 88.9—100.0	10.0	93.3 81.6—99.4	6.3
Neoechinorhynchus salmonis	88.5 73.3—97.8	230.0	45.5 30.9—60.4	17.0	45.0 35.2—55.0	1.2	7.0 2.8—12.9	0.4	8.6 1.6—20.2	0.1	30.0 15.0—47.7	1.5
Salmincola carpionis	42.4 24.0—61.8	1.3	38.6 24.7—53.6	1.7	12.0 6.3—9.2	0.2	20.0 12.7—28.5	0.4	0.0 0.0—8.2	0.1	0.0 0.0—9.5	0.0
S. edwardsii	15.4 4.2—31.8	0.4	6.8 1.3—16.3	0.1	7.0 2.8—12.9	0.1	13.0 7.1—20.4	0.2	0.0 0.0—8.2	0.1	0.0 0.0—9.5	0.0
Paracanthobdella livanowi	46.2 27.4—65.5		27.3 15.1—41.5		20.0 12.7—28.5		42.0 32.4—52.0		14.3 4.7—27.9		36.7 20.3—54.8	

Примечание. ЭИ — экстенсивность инвазии (встречаемость паразита), %; d — доверительный интервал встречаемости для уровня значимости 0.05 (Ройтман, Лобанов, 1985); ИО — индекс обилия; для миксоспоридий, инфузорий и пиявок ИО не рассчитывали; (—) — рыб не обследовали на наличие паразита.

зяева — рыбы, дефинитивные хозяева — чайковые птицы (Судариков и др., 2002).

Нематоды в наших сборах представлены 4-мя видами: *Salmonema ephemeridarum* (Linstow, 1872), *Cystidicola farionis* Fisher, 1798, *Cucullanus truttae* (Fabricius, 1794) и *Philonema oncorhynchi* Kuitunen-Ekbaum, 1933.

Для *S. ephemeridarum* лососевые рыбы являются окончательными хозяевами (Пугачев, 2004), промежуточные хозяева — личинки поденок (Muzzall, 1986; Moravec, 1994), паратенические хозяева — нехищные рыбы, постциклические хозяева — хищные рыбы (Пугачев, 2004).

Дефинитивные хозяева *C. farionis* — преимущественно лососевые рыбы (Пугачев, 2004), промежуточные хозяева — гаммарусы (Awachie, 1973; Black, Lankester, 1980). Паразит живет в рыбе не менее двух лет (Black, Lankester, 1980) и способен накапливаться у них в течение жизни (Knudsen, Klemetsen, 1994), вызывая изменения стенки плавательного пузыря (Faisal et al., 2010) и при высоком уровне инвазии приводя к элиминации рыб (Giaever et al., 1991).

Лососевые, реже другие рыбы и миноги, являются дефинитивными хозяевами *C. truttae* (Пугачев, 2004), возможно участие паратенических и постциклических хозяев (Moravec, 1994; Пугачев, 2004). Жизненный цикл паразита может быть как прямым (Пугачев, 1984), так и с участием промежуточных хозяев — личинок миног (Moravec, 1994; Буторина, 1988). Однако миноги в оз. Кроноцкое не обитают (Бугаев, Кириченко, 2008).

Philonema oncorhynchi — паразит лососевых рыб (Пугачев, 1984), промежуточные хозяева — циклопы (Platzer, Adams, 1967), возможно участие паратенических хозяев — хищных рыб (Пугачев, 2004; Moravec, 1994). Срок жизни паразита в рыбе определяется сроками нереста хозяина и у тихоокеанских лососей равен сроку жизни — от 2 до 4 лет у разных видов (Platzer, Adams, 1967). *Philonema oncorhynchi* — один из наиболее патогенных видов гельминтов лососевых рыб, который вызывает спайки внутренних органов и может приводить к их гибели (Nagasava, 1985).

Скребни в наших сборах представлены одним видом — *Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984. Дефинитивные хозяева *N. salmonis* — лососеобразные рыбы (Ching, 1984; Михайлова и др., 2004), единственный промежуточный хозяин — плавающая остракода *Cypria kolymensis* (Михайлова, 2015). Паразит способен к реинвазии хищных рыб (Михайлова и др., 2004) и проводит в рыбе менее одного года (Михайлова, 2015).

Пиявка *Paracanthobdella livanowi* (Epstein, 1966) — факультативный паразит, который может вести свободноживущий образ жизни (Эпштейн, 1966). Этот вид характерен прежде всего для водоемов Чукотки и Камчатки и континентального побережья Охотского моря (Utevsky et al., 2013).

Копеподы *Salmincola carpionis* (Kroyer, 1837) и *S. edwardsii* Olsson, 1869 являются одними из немногих специфических паразитов гольцов рода *Salvelinus* (Шедько, 2005). *Salmincola* spp. не встречались у глубоководных гольцов.

Длинноголовый голец держится над большими глубинами, по достижении 40 см переходит на питание исключительно жилой неркой-кокани (Викторовский, 1978). Особенность его паразитофауны состоит в очень высокой зараженности гельминтами, передающимися через планктон и способными к постциклическому паразитизму — *P. longicollis* (ИО =

= 306.0), *N. salmonis* (ИО = 230.0), *E. salvelini* (ИО = 216.0), *Diphyllobothrium* spp. (ИО = 91.7) и *P. oncorhynchi* (ИО = 52.7). Значения инвазии ими — самые высокие среди всех форм кроноцких гольцов (табл. 2). Паразитофауна длинноголового и белого гольцов детально описана ранее (Буторина и др., 2008).

Белый голец занимает в озере наиболее широкую экологическую нишу, он встречается по всей акватории озера на любых глубинах и является эврифагом (Викторовский, 1978; Буторина и др., 2008; Маркевич и др., 2014; Салтыкова, 2016). Белые гольцы средних размеров (до 40 см) потребляют различные группы бентоса (амфипод, моллюсков, личинок амфибиотических насекомых и др.) и при этом заражаются трематодами рода *Crepidostomum* (ИО = 242.2) и цестодой *C. truncatus* (ИО = 36.5). Высокая зараженность белого гольца *P. longicollis* (ИО = 183.4) может быть обусловлена как реинвазией при ихтиофагии, так и некоторой долей планктона в рационе при неизбирательном питании. Наиболее крупные рыбы (40 см и более), как правило, являются хищниками, но в отличие от длинноголового гольца они питаются не только неркой на глубинах до 20 м (Куренков, 1979), но и большеротыми гольцами на глубинах от 30 м. Часть крупных белых гольцов не переходит к ихтиофагии и продолжает питаться бентосом.

Носатый голец обитает на крупнокаменистых участках литорали озера до глубин 10 м (Викторовский, 1987; Павлов и др., 2013; Маркевич и др., 2014). По типу питания эти рыбы дифференцируются на 2 группы, одна из которых питается практически исключительно гаммарусами (группа G), другая предпочитает личинок и куколок хирономид и моллюсков (группа A). Группа G очень сильно инвазирована гельминтами, передающимися через гаммарусов, — *C. truncatus*, *C. farionis* и *C. metoecus*. Эти рыбы питаются амфиподами постоянно на протяжении как минимум двух лет, так как *C. truncatus* живет в рыбе от 20 до 55 дней, *C. metoecus* — около года, а *C. farionis* — не менее двух лет. Группа A практически не имеет паразитов, передающихся через бокоплавов. Паразитом-индикатором этих рыб является *P. umblae*, заражение которым происходит при питании двустворчатыми моллюсками рода *Pisidium*. В отличие от группы G, очень сильно инвазированной *C. metoecus*, группа A заражена другим представителем рода *Crepidostomum* — *C. farionis*, которого рыбы приобретают, потребляя личинок поденок. Более высокая инвазия этих рыб диплостомидами обусловлена более тесным контактом с моллюсками рода *Lymnaea*. У группы A чаще встречаются гельминты, передающиеся планктонными ракообразными, и прежде всего — *P. longicollis*. Более подробно вопрос о трофической дифференциации носатого гольца освящен в ряде специальных публикаций (Бусарова и др., 2015, 2017; Busarova et al., 2015).

Большеротый голец населяет профундаль озера над мягкими илистыми грунтами, включая самые большие глубины, но предпочитает горизонт 30—60 м (Маркевич и др., 2014). По нашим сведениям, основу питания этих рыб составляют олигохеты и личинки хирономид, встречаются моллюски рода *Pisidium*. При постоянных контактах с олигохетами большеротый голец заражается всеми характерными для фауны оз. Кроноцкое видами миксоспоридий с высокой экстенсивностью инвазии (табл. 2). Гельминты, заражающие рыб при питании бентосом, у большеротого гольца практически не встречаются. Это связано с особенностями вертикального распределения бентоса в водоеме, наибольшее видовое разнообразие которого наблюдается на верхних участках литорали до глубин 20 м (Извекова, 2012). Обитая на больших глубинах, большеротый голец не потребляет гаммарусов (крайне низкая зараженность *Cystidicola farionis* (ИО = 0.1) и отсутствие *C. truncatus*) и личинок поденок (отсутствие *S. ephemeridarum*). Отсутствие у этих рыб *S. ephemeridarum* и очень малое количество *C. truttae* (ИО = 0.1) связано еще и с тем, что рыбы всю жизнь проводят в озере и не мигрируют в реки (Маркевич и др., 2014), где происходит заражение этими гельминтами (Moravec, 1994). Большеротый голец в ночное время поднимается к поверхности озера и подходит к берегам, где при контакте с прудовиками заражается диплостомидами (ИО = 7.2). Несмотря на то что в период наших исследований планктон в желудках большеротых гольцов практически не встречался, наиболее сильно они заражены паразитами, передающимися через циклопов, — *P. longicollis* (ИО = 17.0), *E. salvelini* (ИО = 11.0) и *P. oncorhynchi* (ИО = 10.0). У большеротого гольца почти не встречаются виды паразитов с прямым жизненным циклом: *S. carpionis* и *S. edwardsii* не найдены, *G. birmani* отмечен у одной рыбы в единственном экземпляре, *Trichodina* sp. найдена единично у 3 рыб.

Малоротый голец обитает в глубоководной части котловины озера, преобладая на глубинах 20—50 м, отдельные экземпляры попадаются на глубинах до 100 м, в темное время суток подходит к берегам (Маркевич и др., 2014). По типу питания малоротый голец — неспециализированный эврифаг, он потребляет представителей различных групп бентоса, но не хищничает. По своей экологии глубоководный малоротый голец сходен с белым гольцом, обитателем верхних горизонтов. Для этих рыб характерна высокая миграционная активность и пищевая неизбирательность. По фауне паразитов малоротый голец сходен с большеротым. Малоротые гольцы практически не имеют *C. truttae* (ИО = 0.2), *Cystidicola farionis* (ИО = = 0.2), *Crepidostomum* spp. (ИО = 2.2), *P. umblae* (ИО = 0.7) и совсем не заражены *S. ephemeridarum* (ИО = 0.0), *C. truncatus* (ИО = 0.0) и *Diphyllobothrium* spp. (ИО = 0.0), так как они не используют проточные водоемы и почти не питаются гаммарусами, моллюсками и диаптомусами. Отличительной особенностью малоротого гольца, которую можно использовать в качестве надежного индикатора этой формы рыб в оз. Кроноцкое, является наличие у них половозрелых, содержащих личинок самок *P. oncorhynchi*, которые по своим размерам могут превышать длину рыб. Наиболее удобным признаком дифференциации малоротого гольца от белого гольца этой же размерной категории в полевых условиях является наличие у рыб зрелых половых продуктов. Созревание *P. oncorhynchi* идет параллельно с формированием гонад у рыб (Platzer, Adams, 1967). У малоротого (и большеротого) гольцов отсутствуют спайки на внутренних органах, вызванные филонемами.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты дополняют и расширяют известные ранее сведения об экологии гольцов оз. Кроноцкое и структуре экосистемы озера в целом (Викторовский, 1987; Савваитова, 1989; Черешнев и др., 2002; Буторина и др., 2008; Павлов и др., 2013; Маркевич и др., 2014; Салтыкова, 2016). Комплекс форм гольцов оз. Кроноцкое демонстрирует высокую степень экологической специализации. Наши данные показывают существование 6 различных экологических форм гольцов, занимающих различные биотопы и использующих различные пищевые объекты. Четыре из этих форм являются узкими трофическими и топическими специалистами: длинноголовый голец (питается неркой в пелагиали), носатый голец двух групп (потребляет либо гаммарусов, либо личинок/куколок хирономид в литорали) и большеротый голец (питается олигохетами в профундали). Две формы являются полифагами с высокой миграционной способностью: белый голец в верхнем и малоротый голец в нижнем горизонтах. Эти рыбы используют в пищу разнообразный бентос, не отдавая предпочтения какой-либо из групп.

Одна из особенностей комплекса гольцов оз. Кроноцкое — отсутствие планктоноядной формы, которая часто имеется в подобных комплексах, например в оз. Эльгыгытгын на Чукотке (Черешнев, 2008), в оз. Камканда в Забайкалье (Алексеев и др., 2014), в оз. Тингвалаватн в Исландии (Frandsen et al., 1989) и др. Нишу планктофага в оз. Кроноцкое занимает многотычинковая форма кокани (Куренков, 1979; Бусарова и др., 2016). Однако все формы кроноцких гольцов в той или иной степени заражены паразитами, передающимися через планктонных ракообразных. При этом рыбы, обитающие на разных глубинах, значительно разнятся качественным составом таких гельминтов. Так, у большеротого и малоротого гольцов имеются *P. longicollis*, *E. salvelini* и *P. oncorhynchi*, но почти не встречается *N. salmonis* и полностью отсутствует *Diphyllobothrium* spp., в то время как у гольцов с верхних горизонтов дифиллоботрииды и скребни имеются. Это связано с тем, что промежуточными хозяевами первых трех видов являются циклопы. Циклопы в озерах Камчатки (на примере оз. Курильское) распространены до самых больших глубин, предпочитая глубины свыше 100 м, при этом половозрелые рачки почти полностью отсутствуют в слое 0—25 м (Носова, 1968, 1972, цит. по: Бугаев и др., 2009). Напротив, *Diphyllobothrium* spp. использует в качестве промежуточных хозяев диаптомусов, которые в оз. Кроноцкое представлены преимущественно *Leptodiaptomus angustilobus* (Sars, 1898), концентрирующимся на глубинах до 20 м (Абызова и др., 2012). Промежуточный хозяин скребня *N. salmonis* — остракода *C. kolymensis* — в летний период, во время которого происходит заражение рыб этим паразитом, также предпочитает верхний, наиболее прогреваемый слой воды (Михайлова, 2015). Такая вертикальная зональность распределения промежуточных хозяев паразитов в глубоком Кроноцком озере обусловливает неравномерность встречаемости гельминтов у рыб.

Ранее считалось, что одной из характерных особенностей экологии кроноцких гольцов является их чрезвычайно высокая инвазия паразитами (Буторина и др., 2008; Павлов и др., 2013). Наши данные свидетельствуют о том, что высокие показатели инвазии характерны лишь для 3 из 6 форм гольцов: длинноголового, белого и гаммарусоядного носатого гольцов. При этом некоторые гельминты (*Diphyllobothrium* spp., *C. truncatus*, *P. oncorhynchi*) являются весьма патогенными для рыб, вызывая болезни, приводящие к их смерти. Однако за весь период полевых работ в 2013 и

2014 гг. не была отмечена элиминация рыб с признаками инвазионных болезней. На наш взгляд, высокая зараженность паразитами специализированных форм гольцов (длинноголового и носатого группы G) связана с их выборочным питанием определенными объектами, в данном случае — неркой и гаммарусами. Эти организмы в свою очередь являются носителями инвазионных стадий сразу нескольких видов паразитов. Питаясь гаммарусами, рыбы приобретают *C. truncatus*, *Cystidicola farionis* и *C. metoecus*. Общая зараженность амфипод личинками этих гельминтов достаточно высока (ЭИ = 21.6 %, ИО = 0.29) (Соколов, Гордеев, 2014). Потребляя нерку, гольцы реинвазируются многими ее паразитами, прежде всего *N. salmonis, P. oncorhynchi* и *Diphyllobothrium* spp. (Бусарова и др., 2016). При этом обеспечивается высокая эффективность прохождения паразитарных циклов в озере. Более сильная зараженность паразитами всеядного белого гольца по сравнению со всеядным малоротым гольцом обусловлена, прежде всего, различиями в размерах и продолжительности жизни рыб, а также дополнительной реинвазией белого гольца при хищничестве. Слабая степень инвазии паразитами большеротого гольца и носатого гольца группы A объясняется тем, что объекты их питания (олигохеты и личинки/куколки хирономид) не являются промежуточными хозяевами каких-либо видов гельминтов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны доктору биологических наук, профессору Т. Е. Буториной («Дальрыбвтуз», Владивосток) и кандидату биологических наук Е. В. Есину (ВНИРО, Москва) за ценные рекомендации при работе над рукописью, кандидату биологических наук Е. А. Бочаровой и Л. А. Анисимовой (ВНИРО, Москва) за помощь в сборе материала. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Кроноцкого государственного заповедника и гранта РФФИ (№ 16-04-01687).

Список литературы

Абызова Г. А., Лавров А. И., Маркевич Г. Н. 2012. Видовой состав зоопланктона озера Кроноцкое летом 2010 г. В кн.: Мосолов В. И. (ред.). Тр. Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2 : 182—194.

Агарков А. Ю., Дмитриева Л. Я., Догановский А. М. 1975. Некоторые черты гидрологии Кроноцкого озера на Камчатке. Изв. Всесоюз. географич. общ-ва. 107 (4) : 352—357.

Алексеев С. С., Гордеева Н. В., Матвеев А. Н., Самусенок В. П., Вокин А. И., Юрьев А. Л. 2014. Три симпатрические формы арктического гольца *Salvelinus alpinus complex* (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Камканда, Северное Забайкалье. Вопросы ихтиологии. 54 (4) : 387—412.

Аникиева Л. В., Малахова Р. П., Иешко Е. П. 1983. Экологический анализ паразитов сиговых рыб. Л.: Наука. 167 с.

Аракельянц А. Д., Ткаченко О. В. 2012. Гидрологические характеристики Кроноцкого озера в начале XXI века. Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 6 : 77—83.

Атрашкевич Г. И., Орловская О. М., Михайлова Е. И., Фролов С. В., Романов Н. С., Репин М. Ю. 2005. Гельминты лососевых рыб Кроноцкого озера (Камчатка). В кн.: Гуляев В. Д. (ред.). Паразитологические исследования в Сибири и на

Дальнем Востоке: Матер. II Межрегионал. науч. конф. (15—20 сентября 2005 г., г. Новосибирск). Новосибирск: Арт-Авеню. 8—10.

Бугаев В. Ф., Кириченко В. Е. 2008. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 280 с.

Бугаев В. Ф., Маслов А. В., Дубынин В. А. 2009. Озерновская нерка (биология, численность и промысел). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 156 с.

Бусарова О. Ю., Есин Е. В. 2015. Паразитофауна гольцов (*Salvelinus*, Salmonidae) озерно-речной системы кальдеры Узон (Камчатка). Вопросы ихтиологии. 55 (6) : 1—4.

Бусарова О. Ю., Торлина А. А., Маркевич Г. Н. 2015а. Паразиты молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) реки Кроноцкая (Восточная Камчатка). Биология моря. 41 (5) : 374—376.

Бусарова О. Ю., Маркевич Г. Н., Кнудсен Р. 2015б. Дифференциация носатого гольца (*Salvelinus schmidti*) озера Кроноцкого (Камчатка) по паразитологическим данным. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 39. С. 85—93.

Бусарова О. Ю., Анисимова Л. А., Маркевич Г. Н. 2015. Первые сведения о паразитах гольца *Salvelinus malma* озера Крокур (Восточная Камчатка). В кн.: А. М. Токранов (ред.). Докл. XV Междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 14—21.

Бусарова О. Ю., Буторина Т. Е., Маркевич Г. Н., Анисимова Л. А. 2016. Паразитофауна кокани *Oncorhynchus nerka* озера Кроноцкое (Камчатка). Паразитология. 3 (50) : 212—224.

Бусарова О. Ю., Маркевич Г. Н., Кнудсен Р. 2017. Трофическая дифференциация носатого гольца (*Salvelinus schmidti* Viktorovsky, 1978) озера Кроноцкое (Камчатка). Биология моря. В печ.

Буторина Т. Е. 1988. О роли миног в жизненном цикле нематод лососевых рыб на Камчатке. Биология моря. 4 : 66—67.

Буторина Т. Е., Синебокова М. Б. 1987. К фауне личинок трематод из пресноводных моллюсков Камчатки. В кн.: Ю. Л. Мамаев (ред.). Гельминты и вызываемые ими заболевания. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 66—77.

Буторина Т. Е., Шедько М. Б., Горовая О. Ю. 2008. Особенности экологии гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) бассейна озера Кроноцкое (Камчатка) по паразитологическим данным. Вопросы ихтиологии. 48 (5) : 652—667.

Буторина Т. Е., Бусарова О. Ю., Ермоленко А. В. 2011. Паразиты гольцов (Salmonidae: *Salvelinus*) Голарктики. Владивосток: Дальнаука. 281 с.

Быховская-Павловская И. Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 121 с.

Викторовский Р. М. 1978. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука. 106 с.

Делямуре С. Л., Скрябин А. С., Сердюков А. М. 1985. Основы цестодологии. Т. XI. Дифиллоботрииды — ленточные гельминты человека, млекопитающих и птиц. М.: Наука. 199 с.

Извекова Э. И. 2012. Донное население Кроноцкого озера (лето 2010 г.). В кн.: Мосолов В. И. (ред.). Тр. Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2 : 194—197.

Коновалов С. М. 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука. 229 с.

Куренков С. И. 1979. Популяционная структура кокани Кроноцкого озера. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 25 с.

Маркевич Г. Н., Анисимова Л. А., Салтыкова Е. А., Бочарова Е. С., Бусарова О. Ю., Есин Е. В., Кнудсен Р. 2014. Разнообразие и особенности биологии эндемичных форм гольца *Salvelinus malma* из бассейна оз. Кроноцкое. В кн.: Токранов А. М. (ред.). Матер. XV Междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (18—19 ноября 2014 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 325—330.

Михайлова Е. И. 2015. Скребни рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) северо-восточной Азии (таксономия, зоогеография, экология). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 22 с.

Михайлова Е. И., Атрашкевич Г. И., Казаков Б. Е. 2004. Проблемы изучения скребней рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) в России и первообнаружение *N. salmonis* Ching, 1984 в Палеарктике. В кн.: Беэр С. А. (ред.). Успехи общей паразитологии. М.: Наука. 211—220.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1984. Т. 1. Паразитические простейшие. Л.: Наука. 428 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1985. т. 2. Паразитические многоклеточные (Первая часть). Л.: Наука, 452 с.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Л.: Наука. 583 с.

Орловская О. М., Атрашкевич Г. И. 1989. К познанию жизненных циклов трематод Чукотки. Гельминтология сегодня: проблемы и перспективы: Тез. докл. науч. конф. (4—6 апреля 1989 г., г. Москва). М.: Наука. 40—41.

Павлов С. Д., Кузищин К. В., Груздева М. А., Сенчукова А. Л., Пивоваров Е. А. 2013. Фенетическое разнообразие и пространственная структура гольцов (*Salvelinus*) озерно-речной системы Кроноцкая (восточная Камчатка). Вопросы ихтиологии. 53 (6) : 645—670.

Прозорова Л. А., Шедько М. Б. 2003. Моллюски озера Азабачье (Камчатка) и их биоценотическое значение. В кн.: Токранов А. М. (ред.). Тр. Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН. 4 : 120—151.

Пронина С. В., Пронин Н. М. 1988. Взаимоотношения в системах гельминты-рыбы (на тканевом, органном и организменном уровнях). М.: Наука. 176 с.

Пугачев О. Н. 2002. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Книдарии, моногенеи, цестоды. Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 297. СПб. 248 с.

Пугачев О. Н. 2003. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Трематоды. Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 298. СПб. 224 с.

Пугачев О. Н. 2004. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 304. СПб. 250 с.

Пугачев О. Н. 1984а. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Зоол. ин-т АН СССР. Л. 156 с.

Пугачев О. Н. 1984б. Нематоды пресноводных рыб северо-востока Азии. В кн.: Скарлато О. А. (ред.). Эколого-географические исследования нематолд. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. 126 : 10—19.

Ройтман В. А., Лобанов А. Л. 1985. Метод оценки численности гемипопуляций паразитов в популяции хозяина. В кн.: Сонин М. Д. (отв. ред.). Исследования по морфологии, таксономии и биологии гельминтов птиц. Тр. ГеЛАН. Т. 23. М.: Наука. 102—123.

Салтыкова Е. А., Маркевич Г. Н., Есин Е. В., Кузищин К. В. 2015. К вопросу о структуре «пучков форм» у рыб: направления дивергенции спланхнокраниума в группе эндемичных гольцов бентофагов (род *Salvelinus*, *Salmonidae*, *Teleostei*) озера Кроноцкое, Камчатка. Доклады Академии наук. 464 (1) : 1—4.

Сердюков А. М. 1979. Дифиллоботрииды Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 118 с.

Соколов С. Г. 2005. Обзор паразитов микижи *Parasalmo mykiss* (Osteichthyes, Salmonidae) полуострова Камчатка. Invertebrate Zoology. 2 (1) : 35—60.

Соколов С. Г., Гордеев И. И. 2014. Зараженность озерного бокоплава *Gammarus lacusris* Sars, 1863 (Amphipoda: Gammaridae) гельминтами в оз. Кроноцкое (Камчатка). Паразитология. 48 (4) : 325—332.

Судариков В. Е., Шигин А. А., Курочкин Ю. В., Ломакин В. В., Стенько Р. П., Юрлова Н. И. 2002. Метацеркарии трематод — паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. Т. 1. М.: Наука. 297 с.

Черешнев И. А. 2008. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 324 с.

Шедько М. Б. 2001. Трематоды отряда Strigeidida в биоценозах бассейна оз. Азабачьего. В кн.: Токранов А. М. (ред.). Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. II Науч. конф. (9—10 апреля 2001 г., г. Петропавловск-Камчатский). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 109—111.

Шедько М. Б. 2005. Фауна паразитических копепод рода *Salmincola* (Lernaeopodidae) рыб Камчатки. В кн.: Токранов А. М. (ред.). Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. V Науч. конф. (22—24 ноября 2004 г., г. Петропавловск-Камчатский). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 128—139.

Эпштейн В. М. 1966. *Acanthobdella livanowi* sp. n. — новый вид древних пиявок (Archihirudinea) из водоемов Камчатки. ДАН СССР. 168 (4) : 955—958.

Awachie J. B. E. 1966. Observation on *Cyathocephalus truncatus* Pallas, 1781 (Cestoda: Spathebothriidea) in its intermediate and definitive hosts in a trout stream. North Wales. Journal of Helminthology. 10 (1/2) : 1—10.

Awachie J. B. E. 1968. On the bionomics of *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) and *Crepidostomum farionis* (Müller, 1784) (Trematoda, Allocreadiidae). Parasitology. 58 (2) : 307—325.

Awachie J. B. E. 1973. Ecological observation on *Metabronema truttae* Baylis, and *Cystidicola farionis* Fisher v. Waldheim, 1798 (nematode, Spiruroidea) in their intermediate and definitive hosts, in Afon Terrig. Acta Parasitologica Polonica. 21 : 661—670.

Black G. A., Lankester M. W. 1980. Migration and development of swim-bladder nematodes, *Cystidicola* sp. (Habronematoidea), in their definitive hosts. Canadian Journal of Zoology. 58 (11) : 1997—2005.

Boyce N. P. J. 1974. Biology of *Eubothrium salvelini* (Cestoda: Pseudophyllidea), a parasite of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) of Babine Lake, British Columbia. Journal Fish Research Board of Canada. 31 (11) : 1735—1742.

Boyce N. P. J. 1979. Effects of *Eubothrium salvelini* (Cestoda: Pseudophyllidea) on the growth and vitality of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. Canadian Journal of Zoology. 57 (3) : 597—602.

Brown F. J. 1927. On *Crepidostomum farionis* O. F. Müll., a distome parasite of the trout and grayling. Parasitology. 19 : 86—99.

Busarova O. Yu., Markevich G. N., Esin E. V., Bocharova E. S., Anisimova L. A. 2015. Possible reasons for charr microspecialization in littoral zone of Lake Kronotskoe. In: 8th International Charr Symposium (June 14—18 2015). Tromso. 91.

Ching H. L. 1984. Description of *Neoechinorhynchus salmonis* sp. n. (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) from freshwater fishes of British Columbia. Journal of Parasitology. 70 (2) : 286—291.

Crawford W. W. 1943. Colorado trematodes studies. I. A further contribution to the life history of *Crepidostomum farionis* (Muller). Journal of Parasitology. 29 (6) : 379—384.

Faisal M., Fayed W., Brenden T., Noor A., Ebener M., Wright G., Jones M. 2010. Widespread infection of lake whitefish *Coregonus clupeaformis* with the swimbladder nematode *Cystidicola farionis* in northern lakes Michigan and Huron. Journal of Great Lakes Research. 36 : 121—134.

Frandsen F., Malmquist H. J., Snorrason S. S. 1989. Ecological parasitology of polymorphic arctic charr, *Salvelinus alpines*, in Lake Thingvallavatn, Iceland Journal of Fish Biology. 34 : 281—297.

Giaever A., Klemetsen A., Halvorsen O. 1991. Infection of *Cystidicola farionis* Fisher (Nematoda: Spiruroidea) in the swim bladder of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), from Takvatn, North Norway. Nordic Journal of Freshwater Reseaech. 66 : 63—71.

Kennedy C. R. 1978. Studies on the biology of *Eubothrium salvelini* and *E. crassum* in resident and migratory *Salvelinus alpinus* and *Salmo trutta* and *S. salar* in North Norway and the islands of Spitsbergen and Jan Mayen. Journal of Fish Biology. 12 (2) : 147—162.

Kent M. L., Whiteker D. J., Margolis L. 1993. Transmission of Myxobolus arcticus Pugachev and Khokhlov, 1979, a myxosporean parasite of *Pacific salmon*, via a triactinomyxon from aquatic oligochaete *Stylodrillus heringianus* (Lumbriculidae). Canadian Journal of Zoology. 71 : 1207—1211.

Knudsen R., Klemetsen A. 1994. Infections of *Diphyllobothrium dendriticum*, *D. ditremum* (Cestoda), and *Cystidicola farionis* (Nematoda) in a north Norwegian population of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) during winter. Canadian Journal of Zoology. 72 (11) : 1922—1930.

Knudsen R., Klemetsen A., Staldvik F. 1996. Parasites as indicators of individual feeding spesialization in Arctic charr during winter in Northern Norway. Journal of Fish Biology. 48 : 1256—1265.

Knudsen R., Curtis M. A., Kristoffersen R. 2004. Aggregation of helminthes: the role of feeding behavior of fish hosts. Journal of Parasitology. 90 : 1—7.

Markevich G. N., Esin E. V., Busarova O. Yu., Saltykova E. A., Bocharova E. S., Anisimova L. A. 2015. The modern diversity and three steps of Dolly Varden evolution in Lake Kronotskoe (East Kamchatka). In: 8th International Charr Symposium (June 14—18 2015). Tromso. 9.

Moravec F. 1994. Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. Praga. 467 p.

Moravec F. 2001. Common sculpin *Cottus gobio* as a natural paratenic host of *Proteocephalus longicollis* (Cestoda: Proteocephalidae), a parasite of salmonids, in Europe. Diseases Aquatic Organisms. 45 : 155—158.

Nagasava K. 1985. Prevalence of visceral adhesions in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in the central north Pacific Ocean. Fish Pathology. 20 : 313—321.

Okamura B., Gruhl A., Bartholomew J. L. 2015. Myxozoan evolution, ecology and development. Springer. 441 p.

Platzer E. G., Adams J. R. 1967. The life history of a dracunculoid *Philonema oncorhynchi* in *Oncorhynchus nerka*. Canadian Journal of Zoology. 45 : 31—43.

Primer J. 1980. Zum Lebenzyklus von *Proteocephalus neglectus* (Cestoda) aus Regenbogenforellen Salmo gairdneri. Angewandte Parasitology. 21 : 125—133.

Smith H. D. 1973. Observations on the cestode *Eubotrium salvelini* in juvemile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Babine Lake, British Columbia, Journal Fish Research Board of Canada. 30 : 947—964.

Sokolov S. G., Gordeev I. I. 2014. The first record of *Monogenea* (*Plathelminthes*) *parasitic* on char (Salmonidae: *Salvelinus*) from Kronotsky Lake (Kamchatka Peninsula), Russia. Invertebrate Zoology. 11 (2) : 353—359.

Urawa S., Yokoyama H., Kent M. L., Margolis L. 1995. Geographical variation in morphology and host susceptibility in actinosporeans *Myxobolus arcticus*. In: IV International Symposium of fish parasitology. Program and book of abstracts. Abstracts. Munich. 39.

Uspenskaya A. V. 1995. Oligochaeta experimental infection by Zschokkella nova Klokaceva, 1914 (Myxozoa), *Carassius carassius* gall bladder parasite and the comparison of DNA amount in alternate myxozoan development phases sporoplasms nuclei. In: IV Intern. Symposium of fish parasitology. Program and book of abstracts. Abstracts. Munich. 38.

Utevsky S. Y., Sokolov S. G., Shedko M. B. 2013. New records of the chaetiferous leech-like annelid *Paracanthobdella livanowi* (Epshtein, 1966) (Annelida: Clitellata: Acanthobdellida) from Kamchatka, Russia. Systematic Parasitology. 84 : 71—79.

Vik R. 1958. Studies of the helminth fauna of Norway. II. Distribution and life cycle of *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781) (Cestoda). Nytt Magazin for Zoologi. 6 : 97—110.

Vik R. 1963. Studies of the helminth fauna of Norway, IV. Occurrence and distribution of *Eubothrium crassum* (Bloch, 1779) and *E. salvelini* (Schrank, 1790) in Norway with notes of their life cycles. Nytt Magazin for Zoologi. 11 : 47—73.

Willemse J. J. 1969. The Genus *Proteocephalus* in the Netherlands. Journal of Helminthology. 43 : 207—222.

PARASITES FAUNA OF THE LAKE KRONOTSKOE CHARRS (*SALVELINUS*), KAMCHATKA

O. Yu. Busarova, R. Knudsen, G. N. Markevich

Key words: sympatric charr morphs, parasites, fish ecology, trophic polymorphism.

SUMMARY

The new data on the parasites fauna of the Lake Kronotskoe sympatric charr forms (genus *Salvelinus* (Nilsson) Richardson, 1836) is presented. Parasites fauna of Bigmouth and Smallmouth charr forms are described for the first time. The information about Longhead charr, Nosed charr and White charr parasites is added. 29 species of parasites from 9 classes were found: Oligohymenophorea, Myxosporea, Monogenea, Trematoda, Cestoda, Nematoda, Acantocephala, Crustacea and Hirudinea. Longhead charr was the most intensively infected by *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) (abundance 306.0) and *Neoechinorhynchus salmonis* Ching, 1984 (abundance 230.0). White charr was mostly infected by *Crepidostomum* Braun, 1900 (abundance 242.2) and *P. longicollis* (abundance 183.4). Nosed charr group that feed on gammarids was infected mostly by *Crepidostomum* spp. (abundance 3461.3), *Cyathocephalus truncatus* (Pallas, 1781) (abundance 179.9) and *Cystidicola farionis* Fisher, 1798 (abundance 169.0); while Chironomidae consumers group was infected mostly by *Diplostomum* Nordmann, 1832 (abundance 62.3) and *Phyllodistomum umblae* (Fabricius, 1780) (abundance 27.3). Bigmouth charr was infected mostly by *P. longicollis* (abundance 17.0) and *Eubothrium salvelini* Schrank, 1790 (abundance 11.0), Smallmouth charr form — by *P. longicollis* (abundance 67.0) and *Diplostomum* sp. (abundance 64.2). Sympatric flock of charrs form the Lake Kronotskoe (Kamchatka) is the most polymorphic for the genus *Salvelinus* in Eurasia. According to the parasitological analysis this flock consists six ecological forms.